昆 蟲 學 報
第4卷第3期 1954年9月

# 蝗 蟲 生 態 學*+

Г.Я. 貝-比恩科　　Л.Л. 米西勤科

## 有機體和環境

蝗蟲像其他的有機體一樣是與其居住環境分不開的，因此任何一種蝗蟲都和外界生存條件一定的綜合密切相關，也就是與環境因素或者生態因素的綜合相關。這些因素不僅在當代不斷地影響着蝗蟲，而且在以往地質世紀裏也顯示出了很大的影響。因此，任何一種蝗蟲的分佈和數量都是由於生態因素長期影響的結果。生態因素也同樣地表現在蝗蟲的形態及生理的特性方面。

除了上述自然生態因素以外，在近代歷史時期中。還有一個因素——人為影響——具有越來越大的作用。人類在其經濟活動過程中改變了自然；同時，在極大的程度內影響着有機體的生活。

所有各種不同的環境因素可以歸併成下述四個主要種類：非生物因素（氣候因素、江河水情的影響），土壤因素，生物因素（生物有機體在取食基礎上及其他相互關係上的影響）和人為因素（人的各方面不同活動的影響）。但是這種分類方法只是理解環境與有機體的相互關係的第一步，而不能揭示這些相互關係的實質。當代米丘林生物學教導說，依照環境有機體的影響性質，有機體的居住環境是各不相同的；這些環境因素的一部分是有機體必需的生存條件（食物、溫度、濕度、光等），而另一部分屬於影響因素（寄生物、捕食生物、病原菌、其他各種有機體、幾種生物因素等等），則對有機體是不需要的。

第二個重要原理，就是關於有機體及其生存條件之統一的理論觀念；這種統一就表現在有機體相應於自己的遺傳特徵而去同化。它們所必需的生存條件，並且看來似乎是一種向生存條件屈服的東西。生存條件的改變引起個體數目的改

* 本文摘譯自 "Бей-Биенко и Л. Л. Мищенко 1951 Саранчевые Фауны СССР и Сопредельных Стран. Москва и Ленинград, Издательство Академии наук СССР. Час. I. стр. 39—56."

+ 本譯文承馬世駿先生和林昌善教授校閱，特此誌謝。

變，在系統發育過程中可能促使對生存條件具有另一些要求的新種的形成；同時，一定會有一個可能性，就是在新種形成過程中，有些影響因素可能具有生存條件的意義或者失却生存條件的意義。

在時間上和空間上存在的種的數量的變化，是環境因素作用的最主要最直接的結果。在個別年份中所觀察到的蝗蟲有害種的大量發生是蝗蟲數量在時間上變化的標誌（飛蝗、摩洛哥蝗及各種蝠蝗），而分布幅的變動則是蝗蟲數量在空間上變化的標誌。人類活動也對蝗蟲種的數量的變化發生影響。在前高加索的許多地方以及中亞細亞和外高加索部分地區，由於荒地開墾的影響，摩洛哥蝗已經全部消失，這就是人類活動影響的顯明例證；在西伯利亞、烏拉爾及蘇聯歐洲部分東南部很多地區，因農業耕作的提高，草田農作制的施行及護田林等影響，有害蝗蟲數量同樣地減少了。

**蝗蟲的居住區**（生長環境）　然而各種環境並不是全都對"蝗蟲"有影響，而是每一種昆蟲都嚴格地按照自己的方式，按照其特殊的性能要求並同化一定的環境條件，這些條件構成了每個種的不能重複的實質。在我國文獻中，早已確定每種昆蟲都有其生長區或居住區，它們在此區以外就不能生活下去了，並且又已確定不同的居住區由不同的種的組成所表徵，這些都是種的特殊性的標誌。例如沼澤蝠蝗〔*Mecostethus grossus* (L.)〕除了生長莎草科植物的沼地區域之外，其他任何地區都不能生活下去；有許多蝗蟲僅僅在荒漠地帶的沙丘地區生活，而不在其他任何地方生活。〔仄頭蝗屬（*Ochrilidia* Stål）、齒脊蝗屬（*Thrinchus* F.-W.）、斜額蝗屬（*Diexis* Znb）及沙蝗屬（*Hyalorrhipis* Sauss.）等若干種〕；有幾個蝗蟲種是鹽土的可靠的指示物〔如圓頂蝗屬中的三種——*Sphingonotus* salinus (Pall)，*S. halophilus* B-Bienko 及 S. halocnemi Uv.〕；另外一些則爲羽茅草原的特徵〔例如草原蝗—*Euchorthippus pulvinatus* (F.-W.)〕等等。

在不同的居住區可以發現對環境條件改變有高度適應性的種，這樣的種具有與上述情形相反的特徵。如意大利蝗〔*Calliptanus italicus* (L.)〕及雙色脊蝗〔*Chorthippus brunneus* (Thunb)〕，然而它們仍舊有一定的嗜好的居住區範圍。大多數種雖然能够在若干但不是很多的居住區中找得到，而且藉助精確的數字統計常能發現，在這些蝗蟲中不少的種比較嗜好某一種居住區，因而能在這裏發現其最多的數量。

上面所引用的資料說明某種蝗蟲的生態特徵明顯而突出地表現於其對居住區

的選擇上；每個種所棲息的居住區的組成和特點是其特徵的外部標誌；通過這種標誌，在容易觀察到的類型中顯示出種的內在特性——它們對環境因素的要求：對非生物因素、土壤因素和對生物因素的要求的特性。某個種的生態特性是看不見的，但却眞實地存在着，並且是不可少的種的特徵，正如表現在外部形態上的特徵一樣。因此種的完全的特徵不能僅僅局限於列舉出它們的形態特性方面。現代的分類法應該也考慮到種的生態特性（生物特性也一樣要考慮），並且估計到這些特性有時也可解決種的定名和分類上的困難問題，更不用說種的生態生物學上的特性的知識豐富着種的特性了。塔爾賓斯基（1930）對於星翅蝗屬（*Calliptamus*）分類的論著就是這樣的分類法。有的著述將星翅蝗作爲像意大利蝗一樣是農作物的危險害蟲。很久以來都認爲意大利蝗是星翅蝗屬的唯一代表，而有些觀察證明了這個“種”的各個體對於生態因素有不同的表現，例如有一部分個體趨向光源，而另一部分無向光性；前者證明是特殊的無害種的代表——橙腿星翅蝗〔*C. harbarus* (Costa)〕，而後者即是意大利蝗的代表。種的生態學特徵使得種間形態上的特點能够區別開來，因此在星翅蝗屬中，近來已建立了較爲完善的不僅按種的形態而且按種的生態分類的綜合體系。塔爾賓斯基的研究結果不久就在理論上和蘇聯防治有害蝗蟲的實踐上找到了它的證明。

某一個種的居住區的選擇都是根據利用周圍的環境條件而定。所有蝗蟲都是植食性的有機體，因此在環境因素之中，植被因素佔有首要的地位。

然而在蝗蟲中，衆所週知，僅少數幾種明顯表現出其食性比較專一，屬於這一類的有沙地仄頭蝗〔*Ochrilidia hebetata* (Uv.)〕只在一種爲荒漠帶沙丘地區所特有的禾本科野草（*Aristida pennata*）中生長取食。鹽木櫛脊蝗〔*Dericorys annulata roseipennis* (Redt.)〕也同樣地和大的樹狀羊栖菜——鹽木屬（Haloxylon）有關係，而且無論羊栖菜生長在鹽土或沙土上都一樣。上述近緣種——五斑櫛脊蝗〔*D. tilialis* (Pall.)〕依靠鹽生植物——*Anabasis aphylla*，並能以其他鹽生植物爲食料。而鹽沼地圓頂蝗（*Sphinonotus halocnemi* U.）取食另一種鹽生植物——（*Halocnemum strobilaceum*）並可能取食其他種類。

極大多數其他種的蝗蟲是廣食性的，雖然它們和禾本科野草有特別關係，因此不同種類的禾本科野草羣落通常用以區分不同種的蝗蟲組成及其密度大小這一點，具有很大意義。在上述的情況下，植被就成爲一個生物因素。

然而，蝗蟲的居住區的分布往往依植物對土壤的覆被程度而定，也就是依植

被的密度而定。對於廣食性蝗蟲，也就是對於與某種植物時常沒有密切聯繫的蝗蟲，這一因素常常具有決定性的意義，由於植物覆蓋地面的程度決定着地表溫度和隣近的爲陽光所照射的空氣層，通風和相對濕度；因此植被的密度決定了居住區的小氣候，所以植物在這裏作爲氣候因素比生物因素顯得更突出一些。影響蝗蟲數量或其種的組成的顯明例子，就是不採用適當的農業方法（如牧地輪作等），過度地放牧使植被稀疏而使牧場上蝗蟲增加。結果，這些爲牧畜所毀壞的牧場變成有害種蝗蟲大量繁殖的發源地。另一方面在乾草原帶的護田林空隙間形成密草的被覆，有利於減少蝗蟲的數量。

除了植被的密度和高度以外，還有地區分佈的特徵、地下水或水池的遠近也對小氣候有重大影響；它們影響到乾草原的土壤濕度、近地面的空氣層的溫度以及土壤物理性等特性。

同時，土壤覆蓋也是一個獨特的生態因素，土壤的機械組成及其化學的、物理的特性對於許多蝗蟲都不是一樣的。土壤的這種獨特的影響的實質，目前還不清楚，大概土壤是大部分蝗蟲產卵所需的基地，這一情況頗爲重要。

若干蝗蟲種依土壤機械組成而分布的情況，特別明顯地表現於某些和流沙有關的種方面；這種嗜好沙地的蝗蟲，在色澤及體軀結構，特別是足方面，明顯地說明了它們爲了在沙地裏生活的適應現象。屬於這一類的如沙蝗屬（*Hyllorrhipis* Sauss.），癩蝗屬（*Chrotogonus* Serv.）等，除了沙地以外的地區，就不能見到。與石礫基質有關的棲石種構成一個大羣落，它們往往絕妙地模擬環境，例如多數Pamphagnae、斑翅蝗屬（*Oedipodinae*），還有若干圓頂蝗（*Sphingonotus nebulosus* F.-W. 等）、響翅蝗（*Bryodema* Fieb.）等。

土壤的化學機理對蝗蟲分布的作用還很少被人研究過，但衆所週知的若干種與鹽地有密切的關係，例如克魯斯蝗〔*Do-ciostaurus kraussi* (Ing.)〕、圓額蝗屬（*Epacromius* Uv.）的代表種和某些圓頂蝗。這種聯繫的特徵對於不同種的蝗蟲各有其特殊的性質。如圓額蝗通常與濕潤的鹽鹼土的關係較密切，至於圓頂蝗適應於荒漠帶的鹽漬土壤如鹽鹼土、某種鹼土（Такыры）甚至多石地段，也就是都相當明顯地與土壤的機械特性有關。

最後，土壤物理特性之一——地表面的硬度對於摩洛哥蝗〔*Dociostaurus maroccanus* (Thunb.)〕及若干其他種類也具有決定性的意義；這種蝗蟲僅生活於未開墾的堅實土地上，而荒地開墾對它們就不利。

**居住區沿生活帶的更替**　許多種蝗蟲的廣泛分布是與適應地形地理分布區帶的環境條件相關的。因而這些種被强制順應兩個或三個相毗連的生活帶的環境條件，例如森林帶和乾草原帶或者乾草原帶和荒漠帶的環境條件。

已經確定，那些北方分布帶的蝗蟲種棲息於比較裸露、温暖和乾旱的居住區；而在南方地區，它們却生活於較潮濕的，有緊密植被形成蔭暗地面的居住區。例如意大利蝗棲息於中央黑鈣土區及西西伯利亞的南部多砂的居住區或南方植被稀少的白堊裸層坡地，而在中亞細亞則生活於相當濕潤有稠密的草本植物地區、灌溉渠兩側及多年生紫苜蓿地區，也就是在沃壤地界的居住區內。飛蝗的情形也相同，它生活於沙漠中和南方的河、湖和海的沿岸叢生蘆葦的乾草原帶，侵入蘇聯歐洲部分到非黑鈣土帶的南部，但在這裏是生活於顯露的沙地上。許多蝗蟲和其他昆蟲的類似例子還可舉出一些來。這種規律性顯示了生活帶居住區更替的法則(Бей-Биенко, 1930 б)。

上述法則可用圖1* 表示之。如將所有居住區按潮濕程度與植被性質分爲三類：乾生植物區(乾燥、温暖，具有稀疏草類的居住區)、中生植物區（中等潮濕的居住區）和濕生植物區（極潮濕的草原或沼澤型的居住區），則居住於北方乾生植物區的種，因逐漸南移而將遷居到中生植物區和濕生植物區內（用斜箭頭表示其方向）。從此法則可以推斷，居住於北方濕生植物區的種，就會從較南方的地帶完全消失（用虛線箭頭表示），因爲濕度比濕生植物區更大的居住區是不可能有的。生活於森林帶和乾草原帶沼地上並完全絕跡於荒漠帶的沼澤蝗〔*Mecostethus grossus* (L.)〕就可作爲一例。

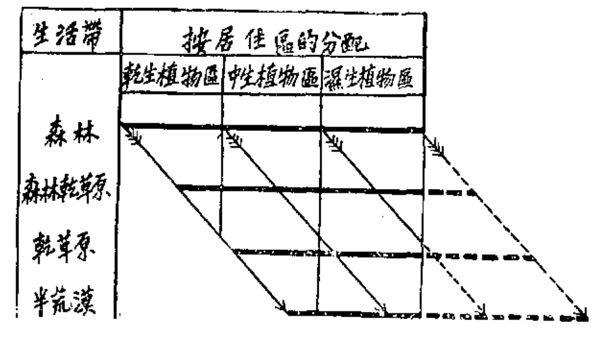



圖1　生活帶居住區的交替法則的圖解（據貝・比恩科）。

沿生活帶居住區的更替的原因，是由於在逐漸南移時，生長期的温度增高的緣故；可以用地面1平方米所受到的太陽熱量（有效輻射量）來作指標如下：北緯65°處（泰加羣落帶 taiga（見生態學名詞））爲68，北緯50°處　（乾草原帶）爲85，而在北緯45°處（荒漠帶）爲107千克/卡。因此如果同一個種居住於森

* 原書圖次爲第36圖。

林帶和荒漠帶外表相似的居住區內（例如沙土地區），那末這個種就會好像是處於兩個完全不同的溫度狀況下：在荒漠帶沙土地面溫度能達 65°，而泰加羣落帶則還不到 35—40°。

因此表面上好像是同樣的居住區，實際上却有着完全不同的小氣候；由此可見，有寬廣分布區的種，居住於南方就產生了對棲住較蔭濕的居住區的要求，那裏可以緩和南方陽光的影響。

應該指出居住區隨生活帶而更替也可以表現於若干種的習性方面；例如西伯利亞蝨蝗和其他蝨蝗在乾草原帶常常棲住於植株身上，因此主要成爲植棲性昆蟲，而在泰加羣落帶中則選擇裸露的稀草沙地，地面缺乏隱蔽，故轉變成了典型的地表居住的昆蟲——地棲性昆蟲。所以，這些居住區的小氣候雖然表現相類似，但其他生存條件却各有不同，因而不能不影響到種的分化。例如衆所週知，飛蝗在北方成爲特別的亞種——中俄羅斯蝗（*Locusta migratoria rossica* Uv.et Zol.）、短頭小翅蝗〔*Pararcyptera microptera* (F.-W.)〕在南方則爲生活於較稠密的植被叢及其其環境中的亞種所代替。同樣地，廣闊分布的種，由於生活帶居住區的更替，而被迫改變其某些生態特性，這種生態特性能創造出使其生活型變化的條件（參閱"生活型"一段）。因此生活帶居住區的更替現象，不僅具有瞭解某些分布廣闊的種的生態意義，而且也表現出與一般生物學觀點的一定關係。

**環境的非生物因素** 上面討論生態因素在創造種的居住區的條件的具體作用。然而環境的非生物因素及生物因素在蝗蟲生活中具有更廣泛的意義。如環境的溫，濕度這些因素的作用特別大。在研究許多有害種的生態時，已查明這些因素有頭等重要的意義，由此並確定了這些有害種常在順利的天氣條件特別是溫濕度良好的影響下大量繁殖起來，但在本文中不可能對此等因素的作用作詳細的分析。

可以舉出中俄羅斯蝗及摩洛哥蝗作爲例證。

中俄羅斯蝗棲息於蘇聯歐洲部分的中部砂土地帶，在這兒經受溫度不足和濕度過高的經常涼爽的年代。因此它們發育進行緩慢，多數個體來不及在秋寒將臨前充分發育或者就減少了交尾產卵次數；因而蝗蟲的數量到下一年就存留不多。在乾燥和炎熱的年代，當在其生長期內(4—9 月)，平均氣溫高出於臨界點以上，約爲 13.8°C 而降雨量少於 320 毫米時，蝗蟲就發育較快；因此蝗蟲於 7 月底 8 月初便完成了性成熟，乃能在天冷以前產卵。只要有這樣一連兩個順利的年頭就

足够使蝗蟲於下一年，第三年，在對其依舊順利的居住區——新的休耕地、荒野和乾燥沙土的春播田地的地區猖獗起來。（卜列得契欽斯基 1928 a, 1930 a, 1930 б; 阿列依尼科娃 1950）。

根據摩洛哥蝗在中亞細亞、外高加索和前高加索東部的情况，决定蝗蟲數量的主要生態因素是雨量條件，（特別是在春季的時候），而非溫度。在春季雨量約 100 毫米或略少的地區，已經確定對摩洛哥蝗能創造更有利的生存條件。

當濕度不引起卵囊內卵粒死亡，蝗蝻在春季就有足够數量的青嫩食料來保證其生活；春季濕度過高或不足，引起卵囊中的卵死亡，同時也不利於蝗蝻和成蟲的個體生活，以致最後使得蝗蟲數量急劇的減少。

由於某一種氣候因素——溫度或濕度，其中之一成爲主要的或主導的因素——的作用，影響蝗蟲數量的變化，在上面所列舉的例證中已加說明。

氣候及其他物理因素對別的蝗蟲種影響的特點，可藉以區分種的特性，但到現在僅研究了很少的種——飛蝗（奧魯蘇弗也夫 1930，查哈洛夫 1937，1938 a, 1938 б，1946 б）和沙漠蝗（卜列得契欽斯基 1935 б），以及若干非羣居性蝗蟲（魯佈佐夫 1935 a，1935 б）。

**環境的生物因素**　除了非生物因素特別是氣候因素在蝗蟲生活中有意義以外，還有以各種天敵爲代表的生物因素。在他們之中，有寄生物、肉食動物和病原菌，這些天敵能迫害蝗蟲整個發育期——卵、蝻及其成蟲。此外植被在蝗蟲生活中也起重要的作用；它爲蝗蟲創設了必需的生存條件：一方面作爲食料的供源，另一方面作爲決定生命的幾個物理條件（即小氣候）的因素；這些問題已經在上面講過了（見前面非生物因素），因此我們現在僅涉及到生物因素的影響，亦即寄生物、肉食動物及病原菌的作用。

昆蟲中蝗蟲的天敵特別複雜。在它們之中，首先是對於卵的敵害者，這些天敵的大多數是和蝗蟲在生物學上密切相關的，並且也是其卵囊的眞正寄生物。地胆科（Meloidae）的很多個種的甲蟲，如 *Mylabris* Fabr. 及 *Epicauta* Redt.，爲最常見的變態寄生物；大家也知道，卵囊寄生物尙有郭公蟲科（Cleridae）的蜂蚲屬（*Trichodes* Hbst.）。雙翅目也是普通的卵囊寄生物；其中爲數最多的是長吻虻科（Bombyliidae）的種，大家也知道還有寄生蠅科（Larvivoridae）、家蠅科（Muscidae）的幾個種。衆所週知，膜翅目卵囊寄生物有卵小蜂科（*Scelio* Latr. 屬，*Phanurus* Thom. 屬等）及小繭蜂科（Chalcididae）。上述昆蟲的全部幼蟲均

靠各種蝗蟲卵囊中的卵來生活。其中長吻虻（例如 *Anthrax oophagus* Par.）旣是蝗卵眞寄生物，又是其過寄生物，靠另一種長吻虻以及郭公蟲的寄生性幼蟲爲生。

然而卵囊敵害中也有肉食性昆蟲，其中特別是屬於長吻虻的 *Percosia equestris* Duft.，在烏克蘭南部，其幼蟲可取食普魯士蝗卵囊中的卵。（喀里欽可 1926）。

蝗蟲成蟲及蝗蝻的敵害：昆蟲寄生物及肉食動物是衆所週知的。僅在雙翅目中有它們的眞寄生物；這些寄生物屬於寄生蠅科多數胎生種類，特別是 *Blaesoxypha* Lw. 屬及 *Sarcophaga* May. 屬，以及其他科少數的種類，尤其是亞洲蝗有極特殊的寄生物，屬於家蠅科—*Acridomyia sacharovi* Stack. 上例的蠅蛆生活於蝗蟲成蟲及蝻的體腔中，取食脂肪體及血液。寄生現象的結果使得寄主衰弱，生殖系統得不到充分發育，因而降低產卵力，甚至完全不孕。然而感染寄生蠅科寄生的蝗蟲的死亡，在蝗蝻及寄主剛羽化時不一定易於觀察得到；*Acridomyia sacharovi* Stack. 的蠅蛆在一隻蝗蟲寄主中的數目曾發現有達 100—157 條（平均有 38 條），所以寄主結果常易死亡。

有幾種肉食性昆蟲和黃蜂，是蝗蟲成蟲及蝻的另一些敵害。在肉食性昆蟲中，食蟲虻科（Asilidae）常常特別引起人們注意。它們通常飛行而搜捕目的物；因爲這些食蟲虻體軀比較不大，所以不能制勝多種蝗蟲，也不能制勝飛蝗和多數 Pamphaginae 等，因此 *Chorthippus* Fieb. 屬，*Stenobothrus* Fisch. 屬等各種小蝁蝗乃成爲這些肉食動物最普通的犧牲品了。若干大蟋蟀，例如 *Decticus* Serv. 屬及 *Saga* Charp. 屬，以及多種螳螂（Mantoidea）都是蝗蟲普通的敵害；後者以及蟋蟀（Saga）較爲重要，它們係埋伏的肉食者或伏食者，具有堅强發達的附肢，適應於攫捕及牢握捕獲物。

在黃蜂之中，以若干屬於細腰蜂科（Sphecidae）的代表是蝗蟲的敵害，當其碰到蝗蝻或成蟲個體時，即用尾刺刺傷蝗蟲使之麻痺，然後將蝗蟲運至事先準備好的洞穴中，乃在此蝗蟲體上產下卵；由卵孵出的幼蟲一生中即以此新鮮的飼料爲食。

上述的蝗蟲敵害的價値是極不一致的。黃蜂及肉食性昆蟲僅能殲滅蝗蟲的個別個體，在減少它們的數量上未必能有很大的作用。靠蝗蟲成蟲及蝻的個體而生活的寄生蠅類的作用，也不能認爲是很大的。當剖驗感染有數十條 *Acridomyia sacharovi* Stack. 蠅蛆的飛蝗時，發現整個外部狀況的效果是不可作爲例證的，因

爲大量蝗蟲的感染率很小，不過百分之幾罷了。其他的寄生蠅類，至少對於飛蝗，也是同樣的作用不大；因爲受感染的蝗蟲僅近半數死亡，其餘活着的個體產卵力只降低正常情況下的三分之一；大多數蝗蟲的感染率數字仍然低微，不超過百分之幾的限度。因而，雙翅目寄生物在蝗蟲發育期的活動，在蝗蟲數量的變化中不能算是重要的生物因素；僅只當防治方法進行以後或者由於其他影響使稀疏的蝗蟲感染時，寄生性雙翅目乃能很快地清除這些殘餘的蝗蟲。這就是寄生性雙翅目在蝗蟲繁殖動態中的作用和意義，並已被蘇聯優秀的科學家們用它們對飛蝗的研究所揭露。(奧魯蘇弗也夫 1929，魯卡危世尼柯夫 1930)。

至於卵囊寄生物，它們的作用在蝗蟲數量變化中是不一致的。例如在東西伯利亞，對於短頭小翅蝗，已知有 13 種寄生物，以地膽佔優勢；對於西伯利亞蝗及黑翅蜢——共僅有 6 種寄生物，以雙翅目佔優勢，其次是膜翅目；而對於雜色蜢蝗，則已知共僅 2 種。只有短頭小翅蝗感染寄生物的數目可達很大規模，其平均不少於一半卵囊被侵染，而其他蝗類寄生物的作用顯然不大（魯佈佐夫1935б)。應當指出，西西伯利亞東部黑翅蜢蝗卵囊有很大感染率的情況，是由於卵小蜂科(Proctotrupidae）的卵小蜂（*Scelio vulgaris* Kieff.）幼蟲寄生所致；因此可以判斷，這種寄生物在若干年內，對降低黑翅蜢蝗的數量能發生顯著影響（彼列什柯娃，1935)。在阿塞拜疆摩洛哥蝗由於部分地膽科寄生於卵囊，使卵囊儲量減少的情況達其總數的 22%（查赫華得肯 1934 a)。

因此，不得不承認，卵囊寄生物在減少摩洛哥蝗的數量中能起一些作用。(關於蝗蟲的昆蟲敵害參閱：查赫華得肯 1931，1934 б；帕魯欽斯基 1914；拉金道夫 1928 及 1932；烏伐洛夫 1927 б；謝泰克里泊格 1929)。

蝗蟲其他屬於無脊椎動物範圍的敵害中，已發現最多的是赤壁蝨科（Trombidiidae)，其幼蟲爲外寄生物，時常因着於蝗蝻及成蟲個體翅片上，並可爲卵囊寄生物。此等壁蝨的生物學特性的研究，可以飛蝗寄生物 *Eutrombidium debilipes* Leon. 爲例。這種壁蝨的外寄生情形不致使蝗蟲遭受重大損害，如果寄生於其卵囊，則的確有若干作用，因爲卵囊的死亡能够達到蘊藏總數的 20%或更多，更不待言由於壁蝨充滿於卵囊中造成使它們易受眞菌和細菌病害感染的有利條件了（帕帕娃 1932)。

有時蝗蟲是蜘蛛類的捕獲物，但是大概只有不多的種。據馬里可弗遜的調查，已經知道的有毒紅帶蛛成蟲個體的食物大半是各種蝗蟲。

有的蝗蟲內寄生物屬於線蟲類 (Nematodes) 及簇蟲類 (Gregarina)。首先是屬於雨蟲科 (Mermithidae) 的若干種。這些寄生物具有粗長的身體 (長達 10—20 厘米或超過)，獨棲或羣棲於蝗蟲體內，特別是腹部中，使寄主衰弱和死亡。至於簇蟲，這類原生動物是腸寄生物；通過食物感染，由於這些微生物的芽孢遍布於土壤上和植物上，因此有時候一隻蝗蟲體內寄生的數量可達 50 條。

雨蟲科使寄主身體虛弱和有的死亡，但它們在減少蝗蟲數量的作用上顯然是不大的。簇蟲的作用尚未查明，它們取食蝗蟲體內的加水分解產物，以及使其腸細胞死亡 (因寄生物的前端固定於腸細胞) 可以影響到寄主的狀態。關於寄生蟲和簇蟲，可參閱烏伐洛夫 (1927 6) 發表的報告。在夏明諾夫 (1945) 的研究著作中，舉出了一些有關寄生性雨蟲的生物學的資料。

在脊椎動物中有幾種鳥類對蝗蟲防治上起有重大作用；若干哺乳類 (齧齒類、猬等)、爬蟲類 (壁虎、蛇) 和兩棲類 (蛙)，也同樣地以蝗蟲爲食料。鳥類的作用最爲顯著，常見的椋鳥 (玫瑰色和黑色的)，在蝗蟲羣集地區常有它們的踪跡；然而此等鳥類的作用往往被評價過高，用椋鳥或其他鳥類未必能抑制蝗蟲大量發生。同時也不能不認爲鳥類有一定的良好作用，它們在蝗蟲繁殖衰落的時期，以及對於施行防治以後的稀疏殘餘的蝗羣，表現極顯著的成績；大家知道，玫瑰色椋鳥能完全殲滅在施行化學防治以後殘餘的零星摩洛哥蝗羣。

蝗蟲往往蒙受眞菌及細菌的病害。屬於藻狀菌類食蟲菌科 (Entomophtoraceae) 的一種眞菌 *Empusa grylli* Fres. 是多種蝗蟲 (特別是若干不羣居的蜢蝗和意大利蝗) 的最常見和廣泛散佈的病原菌。這些病害是在潮濕而溫暖天氣流行，往往迅速擴大範圍，促使抑制蝗蟲的大量發生；在平常的天氣條件時，此病即不發生。致病蝗蟲爬至植物頂部而在此處用前足和中足抱握莖頂，然後在那裏死去。最近維諾庫勞夫 (1949 6) 指出，此種病害爲微生物——眞菌和細菌的綜合所惹起，大概它們互相有共生的關係。這些微生物感染蝗蟲的影響，有時不引起致命的結果，有時却不免呈現生殖力劇烈地減低。由於這一點，維諾庫勞夫建議基於用上述微生物藉人工感染使蝗蟲喪失生命的新防除方法。

摩洛哥蝗卵囊中的卵罹受線狀菌類 (Hyphomycetes) 鐮刀菌屬 (Fusarium) 眞菌的寄生，這一點在蘇聯的情況下有很大的意義。當春季雨量較正常情形增多時，就使這些眞菌順利感染其卵囊而引起卵的死亡；在這種條件下，上述病原菌具有限制摩洛哥蝗大量發生的重要因素的意義 (貝—比恩科 1936 6)。(關於蝗

蟲真菌病害的補充參閱：彼怒亞 1928 及烏伐洛夫 1927 6）。

至於細菌病，它們老早爲人們注意到了；這就因爲要防治蝗蟲而企圖去利用一種病原菌——食蝗球菌（*Coccobacillus acridiorum*）。這些企圖業已失敗，並經帕斯別羅夫（1926）指出這種球菌在正常條件下能與蝗蟲共生；僅當生活條件惡化時，特別是當溫度降低和有較高的濕度影響時，這些微生物始在蝗蟲體內繁殖而變成致病體。帕斯別羅夫的這些研究資料具有重要的理論意義；首先，他指出了通過病原菌由共生形成對抗性敵害的可能性；其次，他闡明了在這個過程中寄主本身的狀況起主要作用，寄主的狀況又取決於其生存條件。因此病原菌作爲影響因素的意義，最後還是取決於寄主的生存條件，這些生存條件改變着寄主的狀況，其中也改變着其新陳代謝的程度，因而使之感病。無疑是這樣的：蝗蟲由於真菌病害而大量死亡，正如上述所見，是發生在潮濕涼爽的年份內，不僅是由於這些天氣條件有利於病原菌的繁殖而發生，而且也由於這些條件不利於蝗蟲本身，促使它們的新陳代謝減少和感病率增高。

以上所述關於天敵的資料，說明了它們在蝗蟲數量動態中的作用極不一致；在它們之中，僅有幾種，或者單獨的，或者與其他天敵及其他環境因素的綜合可以對限制蝗蟲數量方面起着重要作用。利用這些天敵去防治有害蝗類的企圖，可能是片面的而不能獲得成效的；只有在維諾庫勞夫的著作中（1949 6），似乎認定了其優良成果；無疑的，天敵的生物學及其與蝗蟲相互關係的深諶研究，就有可能去揭露出一系列新資料並啓示去利用這些自然界的有生力量防除有害蝗類的遠景。

**蝗蟲的自然羣落**　以上已說明蝗蟲種緊密地順應於一定的居住區。這些居住區往往不是種的彼此隔離的孤立的生活場所；而是它們整體的綜合；因此每種居住區各具有自己的蝗蟲區系，自己的種的羣落，其中有一部分對外界條件有類似的要求並且是佔優勢的，其他部分則數量不多或者稀少。但是蝗蟲的羣落〔它們有時被稱爲蝗蟲羣體（Акридоценоз）〕並不是對居住區僅因其類似的要求而集結起來的並且與其他有機體隔離的種的單純的綜合。某一羣落中的各種不同的蝗蟲種，乃是其相應居住區的一個不可缺少的部分，並且與其他有機體在食物鏈鎖的基礎上互相有聯繫（一方面與食料植物，另一方面與天敵互相有聯結），由於共同的食料植物和共同的天敵，就造成不同種蝗蟲間的互相聯繫。所以，蝗蟲羣落乃只是相當的有機體生活羣體的或生物羣落的經常顯著的一部分。

當研究蝗蟲的羣落時首先的問題就是按植被和地被物特性的居住區的分類，亦即確定植被的自然羣落組成，這些植物羣落在該地區中的分布狀況和在此自然帶的地形構成中所起的作用。這類問題由於有了蘇聯很多地區的優秀的地理植物學記述，故易於解決。在這些區系上已不難揭露蝗蟲和它們羣落的組成，比較適宜的方法是統計每個種。下列的調查階段——在人類農業經營活動下（森林的砍伐、荒地的開墾、防護林帶的建立、牲畜的牧放、土地改良的措施等），蝗蟲羣落生態的演替的研究，以及天然的原因——自然條件的經常更替，從理論和實踐的觀點看來往往是最有趣的。

在人類活動影響下蝗蟲羣落演替的研究說明了，在地形上農業影響的全部類型必然造成這些羣落的演替；往往這些演替的特徵繫乎農業影響的特性而不同。墾荒及過度的放牧促進滅絕或者減少多數種的數量，但是有幾個種在新的情況下獲得自己有利的條件而數量大大增加，有時就變成農作物害蟲。砍伐森林促使蝗蟲在其數量上或其種的組成上的繁殖地區增加，而森林及防護林帶的栽植，則相反地引起蝗蟲的數量減少和種的組成貧乏。

因此，基於蝗蟲羣落更替的規律性的調查，開拓了藉助於先進的農業方法控制有害種的數量動態之途徑。

從上面的叙述顯然可知，蝗蟲也如同多數的有機體，參與相當的自然的和農作物的地形之構成，並且對於農作物地形的鑑定上頗爲重要。同時，蝗蟲常採取裸露生活方式，有較大的體型，並非個別行動而是有顯著的數量的成羣行動；它們在盛夏時候由於吱吱作響和飛行活動而易於被發現；在這時候，其餘的昆蟲往往尚處於不活動的發育期（幼蟲或蛹期），或者處在間歇的狀態，或者是採取夜間的生活方式。由於這一點，全部蝗蟲包括無害種在內的這些特性，就成爲一種比較某些稀有脊椎動物更加顯著的地形要素，更不用說去和很多昆蟲比較了。關於在蘇聯境內蝗蟲區系及其羣落的特性的概述見另外一章（見原書第58—67頁"蘇聯蝗蟲區系的特性"——譯註）。（關於蝗蟲羣體的特殊調查參閱：巴戀諾夫和貝—比恩科 1926；貝—比恩科 1930 6, 1949 6；伯斯得里底基 1933；道弗略勒娜 1948，階列維世卡婭 1949；略弗柯維奇 1950；墨底維吉夫 1928；尼費道夫 1932，1936，1939。卜列得契欽斯基 1928 a，1928 6，1930 a，魯普佐夫 1932 6，1933 a；斯特拉哈夫斯基 1935；契特魯肯娜 1950。）

# 生　活　型

種的選擇的創造作用及其適應的發展構成有機體與環境之間的適應。種的形態學、生物學和生理學特性的總體，與外界條件相適應，（這個種對那些外界條件在歷史上有最大的適應性），並且構成了它的生活型；在每個具體種的生活型中，表現出了全部在千百年內長期累積起來的適應性。因而生活型似乎是種的本質的結晶，一面獨特的“生活的鏡子”，在這面鏡子中，反映出主要環境的特性，首先是作爲生存條件綜合標誌的居住區的特性，以及反映出與其他動植物起源的有機體在生物學上的相互關係。

蝗蟲屬於古老的昆蟲數之一，並非外表相似的種和屬的單調合成物。在簡單比較短頭脊蝗〔*Chorthippus albomarginatus* (Deg.)〕，灰青翅圓頂蝗〔*Sphingonotus coerulans* (L.)〕及沙必拉塔蝗〔*Tetrix subulata* (L.)〕等常見的蝗蟲種時，就可獲得不僅關於它們形態分類的區別的概念，而且關於發現這些昆蟲各自外貌的反映的生態和行爲顯明區別的概念。

全部蝗蟲可區別爲以下的生活型（圖 2）*，在其他的著作中曾經敘述過它們。（貝—比恩科，1948，1950 б，1950 в）。

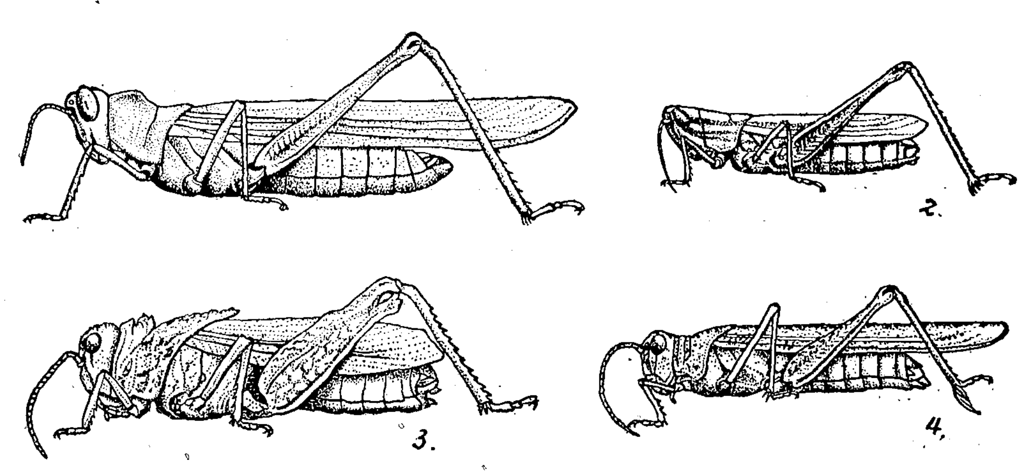



圖 2　蝗蟲幾種生活型代表的外形（原圖）

上圖——植棲者，下圖——地棲者，1. 林棲者〔*Dericorys annulatus roseipennis* (Redt.)〕；2. 草棲者〔*Euchorthippus pulvinatus* (F.-W.)〕；3. 露地棲者〔*Asiotmethis muricatus* (Pall.)〕；4. 砂棲者〔*Hyalorrhipis clausi* (Ev.)〕。

---

* 原書圖次爲第37圖——譯者。

**第一類 植物居住者或植棲性昆蟲**(Обитатели растений, или фитофилы.)

1. 草棲者(Хортобионты) 即是厚草類雜有禾本科覆蓋層的居住者，主要取食禾本科植物。(如 *Chrycochraon* Fieb., *Ochrilidia* Stål, *Stenobothrus* Fish., *Chorthippus* Fieb., *Ramburiello* Bol., *Aiolopus* Fieb., *Locusta* L., *Tropidopola* Stål,, *Gonista* Bol. 及其他)。草棲者的變種類型有：

(1) 兼性草棲者(Факультативный хоротобионта) 即是這些草覆被的居住者，不免要在地表上裸露的空間中居住。(若干 *Dociostaurus* Fieb., 以及 *Notostaurus* B.-Bienko 及其他)；這些種是向地棲性昆蟲 (Геофилы) 的過渡種。

(2) 食草草棲者 (Травоядные хоротобионты) 即是取食濶葉的草本植物的蝗蟲，當食物富裕時就不去取食禾穀類 (如 *Calliptamus* Serv., *Podisma* Berth., *Conophyma* Zub. 等等)；屬於這一類的若干種具有向林棲者過渡的特徵。

2. 林棲者(Тамнобионты) 即是灌木及喬木的居住者 (多數的 *Eumastacidae*, 以及 *Dericorys*. Fieb., *Anacridium* Uv., *Thisorcetrus* Br.-W., *Euprepocnemis* Fieb. 等等)。

**第二類 土壤表面的居住者或稱地棲性**(Обитатели поверхности почты, или геофилы.)

1. 露地棲性(Открытые геофили) 即是在地表上裸露地段的居住者 (*Sphingonotus* Fieb., *Oedipoda* Latr., *Bryodema* Fieb., *Asiotmethis* Uv., 若干 *Dociostaurus* Fieb. 等等)，露地棲性的分化類型有：

(1) 砂棲者(Псаммобионты) 或者砂棲性 (Песколюбы) 即是乾燥的砂質居住者，爲了在疏鬆的砂地上生活和行動具有特殊的適應能力。(*Hyalorrhipis* Sauss., *Leptopternis* Sauss., *Strumiger* Zub., 若干 *Thrinchus* F.-W. 等等)。

(2) 石棲者 (Ретробионты) 或石棲性 (Камнелюбы) 即是多石物質的居住者 (*Pezotmethis* Uv., 以及 Pamphaginae 亞科, Pamphagini 族的代表, 如 *Tropidauchen* Sauss., *Nocarodes* F.-W. 等等)。

2. 土棲者 (Герпетобионты) 或隱蔽的地棲性 即是覆有植被、落葉、植物殘株及其他物質的土壤表面的居住者，以及沿河岸潮濕的不很裸露的地段的棲居者。〔多數的稜蝗科 (Tetrigidae) 及其他蝗類—*Chrotogonus* Serv.〕

植棲性昆蟲的特徵是有長而匀正的身體，帶光澤，不覆被粗糙的刻紋，後翅一般無色 (但不盡然)，有很發達的足中爪吸盤，體側窄縮；其 ш/в 指數即蟲體

最寬部分（前胸）的寬度和其橫斷面高度之比，常低於1。

草棲者具有迂曲的有時帶傾斜的額，體常呈綠色或枯草色，時常沿兩側帶暗色縱條紋，後脛節有對稱的距，主要用草類爲食料，有適當的口器結構（此等口器於原書第8頁有描述——譯者註）。屬於本類的種適應於自由行動並生活於厚草覆被中，羣棲於草原的、牧場的、平原等的草本植物，具有顯著的草地的露地居住者的特徵。若干種緊密地與一定的植物種互相聯繫而幾乎不能離開它們。(*Ochrilidia* Stål., *Ramburiella* Bol, *Tropidopola* Stål)。大多數爲害農作物的種就屬於這一類。

棄性草棲者形成特殊的亞羣，它們雖然常常居住於繁茂的草類之中，但不完全利用它；也不避開地表上裸露的地方。因此，這些種是向裸露的地棲性昆蟲的過渡種，也像後者一樣地特具有趾中爪吸盤以及較粗短的身體和微傾斜的或垂直的額部。

另一亞羣是食草草棲者，像典型的草棲者一樣生活於草本植物環境，但大多取食濶葉植物並具有對它們適應的口器。這些種具有垂直的額，比起典型的草棲者來，往往較爲粗短，移棲於雙子葉植物佔優勢的多種草本植物羣落的地段，有時甚至具有半灌木性質（如艾屬）的地段。食草草棲者大概是由林棲者所演變出來，在若干場合下具有向其過渡的跡象。

林棲者的特徵是後脛節的距不對稱——這類生活型的典型種之內距列較外距列爲長；若干 Gomphomastax Br.-W. 甚至在跗節上有不對稱的爪，較大的差異是中爪吸盤極發達，其他種則具有長而整齊的足跗節。在亞族中有幾個種也是被限定和一定的植物緊密地聯繫；例如 *Gomphomastax juniperi* B.-Bienko. 獨留在酸模上，*Phytomastax artemisiana* B.- Bienko.—在艾屬上，鹽木隆背蝗〔*Dericorys annulatus roseipennis* (Redt.)〕—在鹽木屬上，等等。然而大多數種並不緊密地聯繫着，例如若干 Gomphomastacinae 則寧願棲息於矮小的灌木和艾屬中。

地棲性類的區別是常有粗糙的覆被於身體的刻斑（多皺的，多瘤狀的或者强烈的點刻），體色一般呈土色，有時後翅或者後脛節有光澤，往往清楚地表現出體上覆被厚絨毛（除了體腹面），以及中爪吸盤發育微弱，甚至完全喪失；大多數情况下它們似乎有比植棲性類較爲緊密的身體，因而其ш/в指數可達到1或超過1。

在蘇聯境內露地棲性類是蝗蟲中分布最廣的，多半是慣於沙漠及半沙漠，以及乾草原帶的無邊際的生物生長地，例如其中的山地、多砂地、鹽沼地、河邊石

礫地及其他突出部分。

有些這類最特殊的代表僅適於在一種基質上生活——在砂上或者石上，常可用附加於形態上的特徵區別出露地棲性來。例如砂棲者後脛節具有長距，跳躍時就易於推開流砂；它們可作爲中亞細亞及其鄰近地方多砂的沙漠的代表。

至於石棲者，其中許多與整個其他的地棲性類代表有區別，由於中脊極度隆舉形成較高的前胸背板，因之它們的 ш/в 指數和植棲性一樣，變成小於 1；Pamphagini 族以及少數的 Thrinchini，例如 *Pezotmethis* Uv. 都是這樣的代表。可是有幾個典型的石棲者按其外部特徵却和尋常的露地棲性者絲毫沒有什麽區別；*Pseudoceles* Bol. 屬的代表，石圓頂蝗〔*Sphingonotus nebulosus* (F.-W.)〕，*Asiotmethis heptapotamicus* Zub. 及其他就是這樣的。另一方面，若干露地棲性，例如窄頭蝗(*Pyrgodera armata* (F.-W.)〕，類似石棲者具有高的前胸背板。因爲窄頭蝗蛹呈綠色，若干屬於 Pamphagini 典型的石棲者具有同樣的綠色（例如屬於 *Tropidauchen* Sauss 屬的一些種），可以推斷，它們全部在自己長期進行過程中曾與植物有聯繫而成爲植棲者，ш/в 指數顯示小於 1 。由於上述類型適應於地表生活，雖然它們各自的形態保持了若干植棲性生活型的特徵，而現在這種聯繫顯然已經消失了。

土棲者類羣具有少數的蝗蟲。它們主要特點是生活於黑暗地方和嚴格地要求潮濕；在某些情况下潮濕基質甚至能够補償黑暗的不足，例如沿河岸。部分土棲者（稜蝗科）至少按食料條件是不同於那些其他的蝗蟲，它們取食土壤藻類及苔蘚，也可能取食植物殘餘物。並有如此的特性，這些生活型全部種類不以卵期越冬，而以蛹期或者成蟲期越冬。至於形態上的特點，對之實難描述；也許，身體略呈紡錘形（從後胸前端向後漸縮小），以及前胸背板扁平部分兩側向後面放寬，前胸上存在顯明的輪廓是最清楚的特點；其他的特點，除後翅和後脛節着色以外，也像露地棲者一樣。

以上所描述的蝗蟲生活型僅包括最典型的和顯明地表現的情況，無疑的，它們之中可能有多種多樣的過渡種，在描寫生活型時曾提到過幾個過渡種。這些過渡種和伴隨它們的環境的分析，不可能在這兒仔細涉及，僅可對生活型實質的瞭解作一些有意義的概括。

首先要指出，種的生活型是特異化的（специлизованный）及保守的特性。

可是生活型的保守性不阻止開拓種的進一步發育和改造，甚至新生活型特徵

的產生的途徑。在自然界中可能有多樣的有時不可預料的適應有機體發育的方法；揭發這些方法並非輕易的任務，而目前有的對它們可能還只揣測。當其遷移並充滿於其他的地形——地勢帶時，種的改造必然發生，按照居住區地帶性的更替法則，很頻繁的使得居住區的特徵根本改變；正是這樣，氣候和地形經常的變化使得當前的種向新條件作形態上——生物上的改造和適應。

生活型的形態特徵是最大的保守性，而生理的（生態的）特徵則是最易變的和能夠改造的特徵；種的改造以其生理特質的改造開始的方法，亦即對周圍環境的要求。因之它們往往要看條件，當任何種或甚至種的近緣類羣具有同一生活型的形態特徵時，而生態上已經改造到其他生活型了。笮頭蝗〔*Pyrgodera armata* (F.-W.)〕及多數 Pamphagini 可作為例證，可能是植棲性的後代保持若干形態上的特點（ш/в 指數小於 1），但生態上已改造為地棲性了。*Mesasippus* Tarb. 屬的種也正是如此，按其生態特徵是露地棲性，而形態上尚保持着一般的草棲者特點，*Chorthippus* Fieb. 是它們常有的最近親緣。鹽沼圓頂蝗（*Sphingonotus halocnemi* Uv.）有相反的質的進化方式，它們的形態尚是露地棲性，如同圓頂蝗屬所有其他的種類，而生態上和鹽沼地聯繫表現為林棲者。

儘管生存件條的劇烈改變，有時發現保存的情況不僅是形態上的而且是主要的生態的生活型的特質。這種情況呈現於地形與汽候的經年變化，植被和當地地理特性相聯繫的自然區系的更替之中；經受這些變化的種，不得已遷移到一些新的，在某種程度上是代替前者的居住區中去。從亞熱帶大草原草棲者的環境若干移棲的後代，就可以作為此種例證，如沙地仄頭蝗〔*Ochrilidia hebetata* (Uv.)〕或者土倫尼卡蝗（*Tropidopola turanica* Uv.）；最先生活於起伏的中亞細亞哥薩克斯坦南部的丘陵上或者連綿的沙地上草本灌木中——一種三芒草（*Aristida penata*）缺之不能生存，後來就遷移到沿河岸沼澤的雜草中去了。

不僅可用生態生物的，而且也可用形態特性的改造的方法，去使一種生活型演變成另一種生活型。這兒可能有兩種基本方法來達到種的特異化：用不破壞最高原則的生活型的基本風格的新形態特徵之獲得的方法，和生活型根本的改造的方法。露地棲性——圓頂蝗（*Sphingonotus* Fieb.）的最近親緣——沙蝗屬（*Hyalorrhipis* Sauss.）可作為特異化的例證，但不同於它們在後脛節上有顯著延長的距，用以在沙地裏輕鬆的移動；無疑的，在這種情況下露地棲性類（*Sphingonotus* Fieb.）比較非特異化類型是向比較特異的沙棲者（*Hyalorrhipis* Sauss.）生活

型過渡者。至於主要方式的生活型的根本改造到同樣方式的新生活型，這種方式無疑是困難最多而且是長期的。屬於 Pamphaginae 亞科 Thrinchini 族的代表者，就是可能的例證，這些代表者大多數在現代成爲各種方式的地棲性者，但大概是起源於植棲性者的。

以上所舉的例證反映出蝗蟲生活型的改造的不同階段和不同結果。在生活型的形態特徵中及環境條件中所呈現的相抵觸狀況，不致破壞生活型及其生存條件的協調統一。有機體不是硬化的和固定不動的生物羣體；我們深感在有機體和環境之間矛盾的統一，就是自然界多少世紀和千百年來推動有機體不斷地發展着的永恒的原動力。

（陳常銘、張福海合譯）